

ДИСКУССИИ

УДК 576.89

ПАРАЗИТАРНЫЕ СИСТЕМЫ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ
ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ОРГАНИЗМОВ

© А. И. Гранович

Основой проводимого теоретического анализа популяционных систем служат взгляды В. Н. Беклемишева на пространственную и функциональную структуру популяций. Обосновываются два аспекта морфофункциональной структуры популяционных систем: их состав из более мелких группировок, обладающих различной степенью самовоспроизведения, и компоновка из различных функциональных группировок, выделяемых по признакам стадий (фаз) жизненного цикла. В связи с этим обсуждаются особенности популяционных систем паразитических организмов.

Исследуется структура паразитарной системы, которая в целом определяется: а) особенностями жизненного цикла паразита, популяционная система которого выступает как организующий компонент паразитарной системы; б) подразделенностью среды обитания паразитов.

В работе проводится критический анализ используемой для описания популяционных систем паразитов терминологии.

В исследовании природных популяций в последние десятилетия достигнут существенный прогресс. Это связано с применением новых методов генетического анализа, позволивших значительно расширить представления о генотипической структуре популяций. Важным этапом популяционного анализа можно считать осознание необходимости синтеза популяционно-генетического и популяционно-экологического подходов для целостного описания популяции как эколого-генетической системы надорганизменного ранга. Однако общетеоретические представления о популяциях, равно как и применяемая для их описания терминология, остаются в большой степени неразработанными. Связано это со сложностью анализа надорганизменных систем: их огромным разнообразием, слабой степенью индивидуализации, высочайшей сложностью организации, низкой степенью организованности и, как правило, слабой морфогенетической замкнутостью (Беклемишев, 1964). Эти особенности связаны, в частности, с тем, что функциональные единицы таких систем чрезвычайно слабо оформлены морфологически. По сути дела морфологический критерий, сыгравший огромную роль в исследовании живых систем на организменном и суборганизменном уровнях, оказывается малоприменимым для анализа надорганизменных систем и, в частности, популяций. Следствием этого являются трудности применения типологического подхода для исследования такого рода объектов: попытки разрабатывать типологию популяций и внутривидовых группировок по морфологическому критерию приходится признавать малоэффективными.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ СВОБОДНОЖИВУЩИХ И ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ОРГАНИЗМОВ

Применение функционального подхода к рассмотрению природных популяций позволило обосновать общее свойство независимых популяций – самовоспроизведение. „Чем больше обмен особями между двумя популяциями, тем меньше их функциональная обособленность” (Беклемишев, 1960; цит. по: Беклемишев, 1970, с. 233). В соответствии с этим критерием выделяется ряд группировок, отличающихся соотношением самовоспроизведения и притока особей извне (от независимых до псевдопопуляций), а также по длительности устойчивого самовоспроизведения (от постоянных до временных или периодически возникающих популяций, включая микропопуляции) (Беклемишев, 1960). Практически классифицировать популяции по этому критерию также бывает затруднительно без длительного трудоемкого исследования, однако вполне возможно и необходимо противопоставление крайних вариантов. При детальном анализе природных популяций возможной оказывается оценка и степени их воспроизведения.

Функционирование разномасштабных популяционных группировок в природных биоценозах, включающее более или менее интенсивный обмен мигрантами, слияние группировок во время подъемов численности и, возможно, сильная их изоляция в неблагоприятные годы, поддержание численности псевдопопуляций за счет других группировок, возникновение и исчезновение временных популяций – все это происходит в рамках функционального комплекса популяций. Это понятие Беклемишев определяет как комплекс группировок разного уровня: независимые популяции (одна или несколько) вместе с различными зависимыми популяциями, которые они сообща поддерживают, а также несколько независимых популяций, находящихся между собой в интенсивном обмене особями (Беклемишев, 1960). Важно отметить, что функциональный комплекс популяций – это система группировок, находящихся в „определенной пространственной связи между собой” (Беклемишев, 1960; цит. по: Беклемишев, 1970, с. 237). Таким образом, выделение таких комплексов означает применение морфофункционального подхода к анализу природных популяций.

В русле такого подхода выполнены масштабные исследования систем природных популяций некоторых видов рыб (Алтухов, 1983), насекомых (Креславский и др., 1976, 1987). Детальный эколого-генетический анализ систем субпопуляционных группировок позволил прийти к заключению о стабильности параметров системы в целом, в то время как в отдельных группировках наблюдается значительная дисперсия признаков (Алтухов, 1983). Таким образом, популяционная система как комплекс более мелких в различной степени обособленных популяционных группировок (элементарных популяций – Алтухов, 1983) представляет собой устойчивое целое, свойства которого не определяются простым суммированием свойств частей. Популяционные системы выступают как функциональные комплексы популяций. Компоновка таких комплексов из группировок с различной степенью самовоспроизведения и пространственной обособленности – один из аспектов морфофункциональной структурированности популяционной системы.

Другой аспект применения морфофункционального подхода к анализу природных популяций – выделение частей популяций, в той или иной степени „специализированных” для выполнения определенных функций – фазовых группировок (см. ниже). Выделение таких группировок обычно связано со структурой жизненного цикла животных. Субпопуляционные группировки этого рода также, как правило, пространственно разделены и экологически отличны друг от друга. Различия между ними наиболее выражены у так называемых гетеротопных видов (Беклемишев, 1960).

Таким образом, популяции как элементы биоценозов представляют из себя иерархические системы со сложной функциональной структурой. Подчеркивая это, представляется справедливым применять к ним термин – популяционные системы, определяя этим, с одной стороны, их состав из более мелких группировок, обладающих различной степенью воспроизведения; с другой – их компоновку из различных функциональных группировок, выделяемых по признакам стадий (фаз) жизненного цикла. Эти два аспекта структуры популяционных систем отражают различия пара- и метагруппировок. Сходные по функциональной значимости, как бы параллельные элементы популяционной системы можно обозначить как парагруппировки (парапопуляции). Так, несмотря на различия в степени самовоспроизведения, мелкие более или менее обособленные популяции, в совокупности обеспечивающие функционирование популяционной системы, образуют парапопуляционный ряд. Что касается „последовательных”, с точки зрения жизненного цикла, группировок (второй аспект структуры популяционных систем), то вместе они образуют метапопуляционный ряд – систему метапопуляций, закономерно чередующихся при реализации жизненного цикла.

Трудности морфофункционального анализа природных популяционных систем еще более проявляются при рассмотрении популяций паразитических организмов. Прежде всего это связано: а) с трудностью в определении ареала популяции; б) со сложноподразделенной средой обитания популяции, включающей как внешнюю среду, так и особей хозяина, популяции которого в свою очередь имеют непростую пространственно-временную организацию; в) с особенностями жизненных циклов паразитов, как правило, включающих ряд морфологически обособленных стадий развития, а в случае сложного жизненного цикла еще и несколько последовательных поколений. Особенности популяций паразитов (в отличие от свободноживущих животных) могут казаться столь существенными, что заставляют создавать особую номенклатуру, описывающую разнообразие субпопуляционных группировок (Маско, 1979; Ромашев, 1990, и др.). При этом выделение по частным формальным критериям группировок: инфрапопуляции, экстрапопуляции, разного рода феноты и другие делает затруднительным не только сопоставление со структурой популяций свободноживущих организмов, но даже с соответствующими группировками других паразитов. Общая функциональная значимость той или иной группировки для системы в целом остается в значительной степени неясной.

Более перспективный путь – рассмотрение популяционной организации паразитов как частного случая популяционных систем любых организмов. Более того, сложная подразделенность популяции паразитов может быть моделью, позволяющей точнее представить структуру популяционной системы свободноживущих животных. Так, сопоставление структуры популяционной системы паразитов и свободноживущих организмов может быть полезным в выделении равнозначных функциональных блоков и, следовательно, в формировании общего взгляда на популяционные системы в целом.

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПОПУЛЯЦИЙ И ПАРАЗИТАРНЫЕ СИСТЕМЫ

Функционирование популяционных систем связано с конкретным биоценозом. В пределах биоценозов популяционные системы взаимодействуют с популяционными системами других видов. Эти взаимодействия могут быть более или менее тесными и закономерными. В случае устойчиво повторяющихся взаимодействий между особями двух видов возникает стабильная биоценотическая связь между их популяционными системами. Наиболее яркие примеры таких биоценотических связей (следовательно, представляющие комплексы, обладающие максимальной

системной целостностью и наиболее просто „читаемые” в биоценозе) можно наблюдать в случае мутуалистических взаимодействий особей. Связь популяционных систем животных – участников такой пары характеризуется высокой степенью интеграции.

Устойчивые комплексы популяционных систем образуются и при иных вариантах взаимодействия особей. Так, основанием для формирования могут послужить отношения по принципу хищник–жертва и другие. В целом, чем более существенную роль в жизни особей одного вида играют особи другого, тем более выражена индивидуализация сложного комплекса, включающего их популяционные системы.

Популяционные системы паразитических организмов в биоценозах вступают в тесные взаимодействия с популяционными системами других животных. Характер связи особей паразита и хозяина оказывается исключительно тесным и включает комплекс топических, трофических взаимодействий, позволяющий определить особь хозяина как среду обитания для особи паразита (Павловский, 1934). На популяционном уровне такие отношения реализуются в виде устойчивого функционирования комплекса из нескольких популяционных систем. В состав комплекса входят популяционная система паразита и все связанные с ней популяции различных хозяев. Такие комплексы популяций объединяются устойчивыми биоценоотическими связями и получили название паразитарных систем (Беклемишев, 1956).

Многочисленные исследования, касающиеся природных популяций паразитов, показывают высокую степень системной целостности паразитарных систем. Во многих случаях удается показать наличие регуляторных механизмов, работающих по принципу обратной связи (Кеннеди, 1978; Esch, Fernandez, 1993); кроме того, взаимодействие особей как элементов таких систем отличается высокой степенью сложности и интегрированности: все больше данных появляется о важности молекулярно-генетического уровня их взаимодействий (Сопрунов, 1987).

В состав паразитарной системы входят, как минимум, две популяционные системы – паразита и хозяина. Реально такая ситуация, однако, наблюдается довольно редко – в случае моноксенного жизненного цикла паразита и строгой его специфичности. Как правило, популяционных систем – элементов паразитарной системы оказывается больше: паразиты могут использовать несколько популяций разных видов хозяев даже на одной стадии жизненного цикла (параксенные хозяева). Естественно, расширяется круг взаимодействующих популяций в случае ди-, три- и т. д. -ксенных циклов (рис. 1, 2).

Необходимо помнить, что популяционная система паразитов в биоценозе взаимодействует не только с популяциями хозяев. Устойчивые биоценоотические связи у паразитов устанавливаются также и с популяциями других животных, например поедающих (элиминирующих) расселительные стадии паразитов. Эти связи, основанные на взаимоотношениях типа хищник–жертва, могут также быть существенны в биоценоотическом плане (Шигин, 1978). Таким образом, возможно расширение понятия паразитарной системы и включение в него всех популяционных систем животных, образующих биоценоотические связи любого типа с популяционной системой паразита. В нашей работе мы будем придерживаться традиционного значения термина паразитарная система, имея в виду лишь биоценоотические связи типа паразит–хозяин.

Границы паразитарной системы обычно связывают с биоценозом (Беклемишев, 1956). Действительно, весь необходимый набор популяционных систем может обеспечить циркуляцию паразитов в одном биоценозе. В то же время очевидно, что хозяева, обладающие высокой степенью дисперсии, могут обеспечить и более широкое распространение паразитов. Так, паразиты, относящиеся к одной

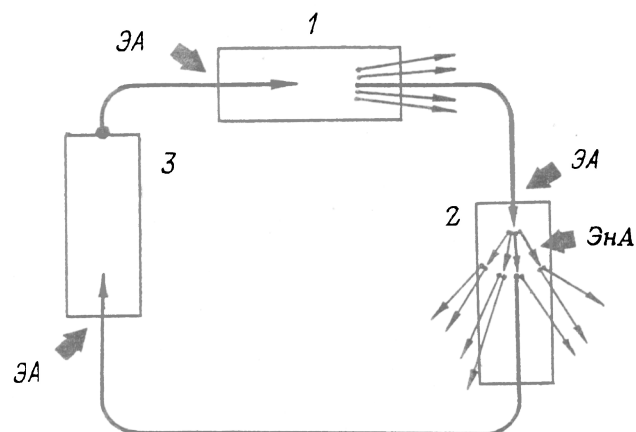


Рис. 1. Схема триксенного жизненного цикла трематод как пример сложного цикла — основы для формирования паразитарной системы, как минимум с тремя популяциями хозяев.

1 — окончательный хозяин; 2 — первый промежуточный хозяин; 3 — второй промежуточный хозяин.
ЭА — экзогенная аккумуляция; ЭНА — эндогенная агломерация.

Fig. 1. Schematic representation of trixenic life cycle of trematodes as an example of complex cycle, which is the basis for establishing of parasitatory system with at least 3 host populations.

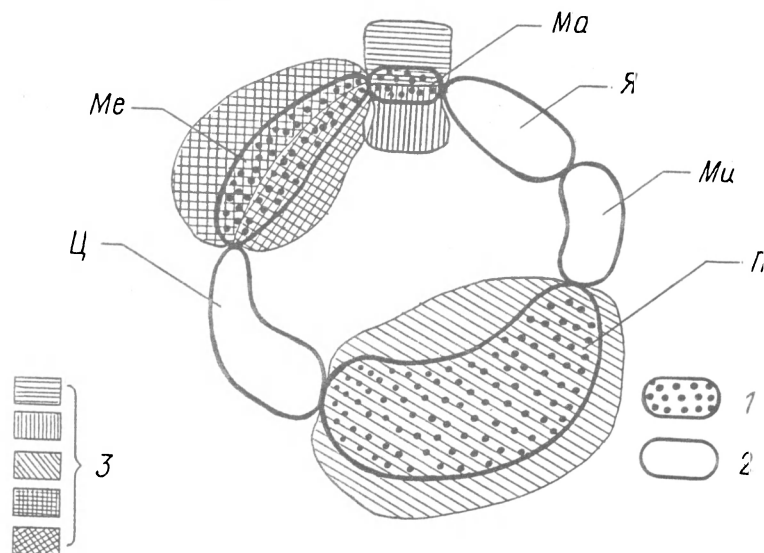


Рис. 2. Паразитарная система, сформированная на основе популяционной системы трематод с триксенным жизненным циклом. Указаны популяционные системы хозяев и гемипопуляции паразитов.

1 — гемипопуляции паразитирующих стадий; 2 — гемипопуляции свободноживущих стадий; 3 — популяционные системы различных видов хозяев; гемипопуляции: Ма — марит, Я — яец, Ми — мирацидиев, П — партенит, Ц — церкарий, Me — метацеркарий.

Fig. 2. Parasitatory system formed on the basis of population system of trematode with trixenic life cycle. Population systems of hosts and hemipopulations of parasites are marked by different patterns.

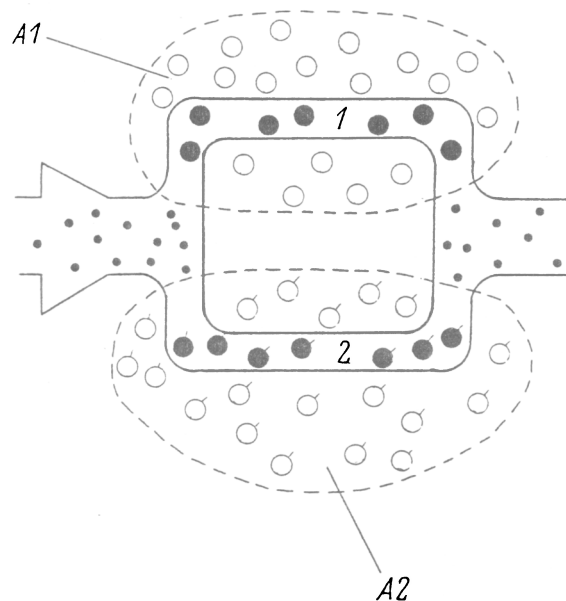


Рис. 3. Взаимодействие гемипопуляции паразита с двумя популяционными системами (A1 и A2) одного вида хозяина. Изображена часть паразитарной системы.

1, 2 – части гемипопуляции паразита; большие кружки – особи хозяина (черные – зараженные, светлые – незараженные особи); мелкие кружки – свободноживущие стадии паразита.

Fig. 3. Interactions of hemipopulation of parasites with two population systems (A1 and A2) of the same host species.

паразитарной системе (одна популяционная система паразита), могут циркулировать в нескольких, иногда весьма пространственно удаленных друг от друга биоценозах. В этом смысле необходимо помнить, что в состав паразитарной системы могут входить несколько независимых популяционных систем одного вида хозяина (например, несколько пространственно удаленных популяционных систем моллюсков как первых промежуточных хозяев трематод объединяются в одну паразитарную систему значительной активностью перемещений позвоночных – окончательных хозяев; схема – рис. 3). Необходимо отметить также и другую особенность паразитарных систем, выступающих как „связующий элемент” разных биоценозов. Речь идет о гетеротопном характере многих жизненных циклов паразитов. В результате в одну систему могут объединяться популяционные системы животных из различных экологически контрастных биоценозов.

Структура паразитарных систем разнообразна. Однако можно выделить и общие принципы организации, присущие каждой из них. В целом структура этих сложных систем определяется: а) особенностями жизненного цикла паразита, популяционная система которого выступает как организующий компонент паразитарной системы; б) подразделенностью среды обитания паразитов. Последнее включает: для свободноживущих стадий – мозаичность условий обитания во внешней среде, для паразитирующих – способность использовать популяции разных видов хозяев, межпопуляционную и внутривидовую гетерогенность особей хозяина. В дальнейшем, анализируя структуру паразитарных систем и соответственно популяционных систем паразитов, мы будем обращать внимание в первую очередь именно на общие особенности их организации.

ФАЗОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ. ГЕМИПОПУЛЯЦИИ

Обсуждая различные аспекты структуры популяционной системы паразитов (и соответственно сложности организации паразитарной системы), необходимо отметить, что первичная, задаваемая самой схемой жизненного цикла подразделенность популяций характерна для популяционных систем любых организмов. Организм, обладающий простым жизненным циклом, проходит в своем онтогенезе несколько стадий развития (фазы). Если эти стадии обладают выраженной морфофизиологической обособленностью и связаны быстрыми морфологическими перестройками (например, метаморфоз или выход личинки из яйцевых оболочек), то в популяции одновременно или последовательно будут присутствовать различные группировки особей. Чем сильнее морфофизиологические различия организмов на разных стадиях жизненного цикла, чем более дискретны их признаки, тем больше экологически обособлены образованные этими организмами части популяционной системы. В этом случае можно говорить об ярко выраженной фазовой структуре, т. е. фазовую структуру популяционной системы можно определить, как наличие в системе субпопуляционных группировок, включающих контрастно различающиеся по своим морфофизиологическим (а значит, и экологическим) особенностям организмы, представляющие различные стадии (фазы) жизненного цикла.

Поскольку фазовая структура популяций связана с особенностями жизненного цикла, онтогенеза особей, постольку она соответствует определенной возрастной структуре. Однако здесь речь идет не об астрономическом возрасте животных, а об их физиологической стадии развития, т. е. „физиологическом возрасте”. Это становится очевидным, когда в состав одной фазовой группировки входят особи различных поколений. Например, группировка Imago жуков *Melolontha hippocastani* гетерогенна по абсолютному возрасту, так как включает особей, стадия личинки которых продолжалась разное число лет (Яблоков, 1987). В то же время это явно единая группировка как по морфофизиологическим, так и по экологическим особенностям и может служить примером четко обособленной фазовой группировки.

Наиболее яркие примеры фазовой структуры можно наблюдать в популяциях животных, жизненный цикл которых включает метаморфоз.¹ В этом случае, как правило, подразделенность популяционной системы на две и более фазовые группировки одновременно означает „специализацию” частей популяции. Выделяются „трофическая”, „репродуктивная” фазовые группировки. Обособленной является также группировка покоящихся стадий.¹ При этом в крайних случаях специализация частей популяционной системы может быть практически полной (представители отряда Ephemeroptera, морские беспозвоночные, обладающие лецитотрофной личинкой и мн. др.). С такой значительной степенью специализации связана сильная пространственная подразделенность популяционной системы: различные фазовые группировки могут принадлежать к системам разного биоценотического ранга. В то же время функционально это части единой популяционной системы.

Усложнение фазовой структуры можно наблюдать в случае сложного жизнен-

¹ Вопрос о функциональной значимости отдельных фазовых группировок для популяционной системы в значительной степени не разработан и требует отдельного подробного обсуждения. Так, очевидно, что группировки „покоящихся” стадий могут включать особей в период активных морфофизиологических перестроек; с другой стороны „покоящимися” можно обозначать переживающие неблагоприятные условия группировки, особи в которых характеризуются физиологическим покоем.

ного цикла при закономерном чередовании поколений, особи которых образуют зачастую обособленные фазовые группировки. Наоборот, наименее выражена фазовая структура популяционных систем животных, не имеющих метаморфоза в жизненном цикле, единственным способом размножения которых является живорождение (яйцеживорождение). В этом случае фазовая структура оказывается „смазанной” и выражается лишь в относительно менее выраженных различиях группировок животных разного возраста. Практически отсутствует фазовая структура в популяциях некоторых амиктических видов.

Итак, в случае четкой фазовой структуры в популяционной системе выделяются особые рода субпопуляционные группировки, обладающие той или иной степенью специализации по отношению к системе в целом. Для обозначения таких группировок В. Н. Беклемишев предложил термин гемипопуляция (Беклемишев, 1960). Соответственно подразделенность популяционной системы на несколько гемипопуляций отражает ее фазовую структуру. Сами же гемипопуляции выступают как функциональные блоки популяционной системы.

Фазовая структура и соответственно существование четко очерченных гемипопуляций в большей или меньшей степени свойственны свободноживущим животным. В то же время эти особенности в высшей степени характерны для популяционных систем паразитов. Действительно, жесткая подразделенность среды обитания, связанная с обычно дифференцированным жизненным циклом, определяет существование у этих животных разнообразных субпопуляционных группировок. Это гемипопуляции свободноживущих стадий (гемипопуляции яиц во внешней среде, гемипопуляции свободноплавающих личинок и др.). Экологически контрастными оказываются гемипопуляции паразитирующих стадий. Не редкость для паразитов – наличие сложного жизненного цикла, соответственно количество гемипопуляционных группировок при этом увеличивается и усложняется фазовая структура популяционной системы. Так, например, в случае триксенного жизненного цикла трематод кроме гемипопуляций свободноживущих личинок можно отметить гемипопуляцию марит, гемипопуляцию партенит и гемипопуляцию метатеркарий. Все это части (и весьма специализированные части) единой популяционной системы паразитов (рис. 2). Как и при анализе популяционных систем свободноживущих организмов можно видеть: ярко выраженная фазовая структура популяционной системы связана со специализацией отдельных ее гемипопуляций.

Гемипопуляции непитающихся стадий, выполняющих расселительную (интегрирующую систему в целом) в пространстве и (или) во времени функцию, чередуются с гемипопуляциями, выполняющими трофическую и репродуктивную функции.

Естественно, что фазовая структура популяционной системы паразитов, компоновка ее из нескольких гемипопуляций имеют определенное значение для организации паразитарной системы. Популяции отдельных видов хозяев взаимодействуют с группировками паразитов именно гемипопуляционного масштаба. При этом функциональная специализация отдельных гемипопуляций паразитов на уровне паразитарной системы означает соответствующую функциональную специализацию ее частей (блоков) – гемипопуляция паразита–популяционная система хозяина.²

² Перспективным и весьма интересным представляется анализ структуры паразитарной системы с точки зрения функциональной специализации ее отдельных составляющих. Этот вопрос заслуживает отдельного подробного исследования.

ПОДРАЗДЕЛЕННОСТЬ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ И СТРУКТУРА ГЕМИПОПУЛЯЦИИ ПАРАЗИТОВ

Анализ структуры паразитарной системы (и популяционной системы паразитов как организующего ее компонента) не может ограничиваться рассмотрением фазовой структуры и соответствующего набора гемипопуляционных группировок. Отметим, во-первых, что части одной гемипопуляции паразита (паразитирующая фаза) могут быть связаны с различными популяционными системами одного вида хозяина (см. выше пример с трематодами, рис. 3). Таким образом, межпопуляционный компонент изменчивости хозяев будет определять специфику среды обитания для различных частей одной гемипопуляции паразита.

Различия между популяционными системами хозяина одного вида могут быть достаточно глубокими. Такие существенные для паразитов особенности, как возрастная и половая структуры, особенности репродуктивной структуры, их динамика во времени, могут сильно различаться даже в близко расположенных популяциях хозяина (Гранович, Сергиевский, 1990; Сергиевский и др., 1991). По-видимому, для паразитов важно и то, что разные популяции хозяев являются независимыми дифференцированными генетическими системами: все больше данных появляется о генетической разнокачественности популяций хозяев, в том числе связанной с признаками устойчивости к паразитам (Wakelin, 1978; Wassom e. a., 1988; Munger e. a., 1986).

Оценка значимости такого рода подразделенности для популяционной системы паразита и паразитарной системы в целом — задача будущих исследований. Пока же отметим, что части гемипопуляции паразита, связанные с несколькими популяционными системами, принадлежащими к одному виду хозяев, терминологически не имеют своего обозначения.

Вторая особенность гемипопуляций большинства паразитов — их структурированность в соответствии с популяционными системами разных видов хозяев (рис. 4). Эта особенность (параксения) связана с более или менее широкой специфичностью паразитирующих стадий. Действительно, особи хозяев нескольких видов могут обеспечить развитие, размножение, переживание одной и той же фазовой группировки паразитов. При этом гемипопуляция паразитов взаимодействует с несколькими популяционными группировками параксенных хозяев. Гетерогенность среды обитания для паразитов в этом случае обусловлена межвидовыми различиями хозяев. И здесь целый комплекс особенностей (морфофизиологические и экологические различия особей разных видов, различия в популяционной организации хозяев) определяет специфику среды обитания для каждой „параксенной” части гемипопуляции паразита.

Исследование специфичности дает многочисленные свидетельства неравнозначности особей разных видов хозяев для паразитов. Видовая специфика хозяев определяет такие важнейшие характеристики, как смертность, интенсивность размножения, продолжительность развития и др. Что касается популяционного уровня взаимодействий, то его характер определяется, во-первых, степенью специфичности взаимодействия особей паразита и хозяина и, во-вторых, особенностями структуры и динамики популяции хозяина. В целом необходима разработка нового понятия, аналогичного специфичности, но на популяционном уровне. Соответствующие оценки, рассчитанные на его основе, должны определить параметры части гемипопуляции паразита, связанной с популяцией определенного хозяина, в сравнении с аналогичными частями, связанными с популяциями других хозяев. С точки зрения паразитарной системы, это характеристика одной из частей разветвленного „потока” паразитов, поддерживающейся популяцией одного из хозяев (рис. 4).

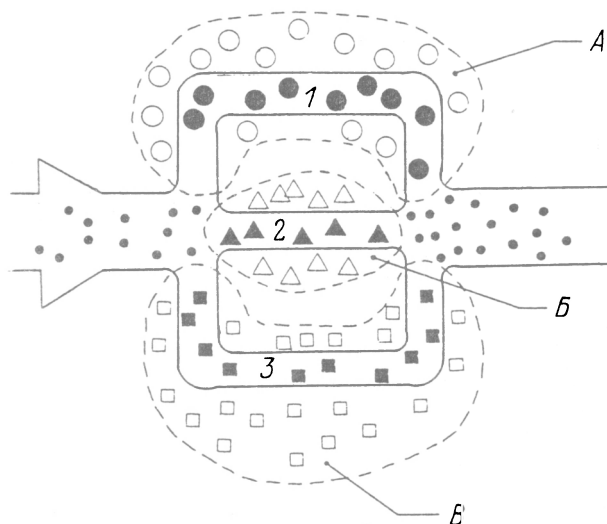


Рис. 4. Схема взаимодействия гемипопуляции паразита с популяционными системами трех видов (А-В) хозяев. Изображена часть паразитарной системы.

1-3 — парагемипопуляции паразита; кружки, треугольники, квадраты — особи разных видов животных-хозяев; светлые значки — незараженные, черные — зараженные особи хозяев; мелкие кружки — свободноживущие стадии паразита.

Fig. 4. Schematic representation of interaction between hemipopulation of parasite with population systems of 3 host species.

Дальнейшее исследование подразделенности популяционной системы паразитов приводит к рассмотрению внутри гемипопуляций паразитирующих стадий и внутри частей гемипопуляций, связанных с параксенными хозяевами, еще более дробных группировок. Речь идет о совокупности особей паразитов одного вида из каждой отдельной особи хозяина. Такие группировки в русскоязычной литературе традиционно обозначаются как локальные гемипопуляции (Галактионов, Добровольский, 1984). Этим названием подчеркивается положение этих группировок как частей гемипопуляции. Действительно, совокупность локальных гемипопуляций образует гемипопуляцию в целом. Однако необходимо помнить, что структура гемипопуляции сложнее (рис. 4). В большинстве случаев имеются промежуточные структуры: комплексы локальных гемипопуляций паразита, связанные с популяциями разных видов хозяев.

Локальные гемипопуляции характеризуются относительно коротким временем существования (ограниченным длительностью жизни особей хозяина). Разнокачественность среды обитания локальных гемипопуляций внутри одной популяции хозяина связана с внутривидовой гетерогенностью особей хозяина (рис. 5). Многочисленные примеры различий зараженности особей-хозяев разного возраста, пола (Догель, 1962; Кеннеди, 1982) имеют отношение именно к этому уровню подразделенности популяции паразитов. Кроме того, наличие в популяции хозяев особей, генетически более или менее устойчивых к паразитам, позволяет говорить о „генетической” компоненте гетерогенности среды обитания для паразитов.

Особые свойства приобретают локальные гемипопуляции некоторых видов паразитов со сложным жизненным циклом. Их отличительная черта — способность к самовоспроизводству в особи хозяина. Оставаясь локальной гемипопуляцией, такая группировка приобретает черты микропопуляции. Для выделения таких

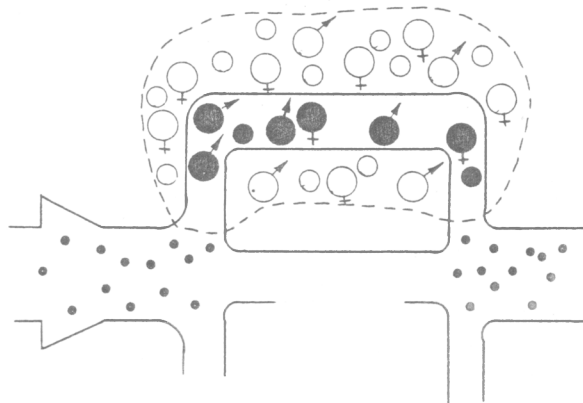


Рис. 5. Схема взаимодействия части гемипопуляции паразита (парагемипопуляции) с популяционной системой хозяина.

Выделена разнокачественность особей хозяина по полу (соответствующие значки) и возрасту: неполовозрелые особи хозяина — более мелкие значки, что отражает гетерогенность условия для локальных гемипопуляций паразитов; светлые значки — незараженные, черные — зараженные особи хозяина; мелкие кружки — свободноживущие стадии паразита.

Fig. 5. Schematic representation of interactions between the part of parasite hemipopulation (parahemipopulation) with population system of the host.

группировок представляется логичным использовать термин микрогемипопуляция (Беклемишев, 1959). Примерами микрогемипопуляций служат локальные гемипопуляции партенит многих видов трематод, некоторых жгутиконосцев, споровиков.

Перед тем как будут кратко подведены итоги анализа структуры популяционной системы паразитов, необходимо пояснить некоторые терминологические вопросы.

В данной работе мы не ставим своей целью разработку особого терминологического аппарата для анализа популяционных систем паразитов. Более того, наша задача показать необходимость общего подхода к исследованию структуры популяций как паразитических, так и свободноживущих организмов. Используемая нами терминология В. Н. Беклемишева полностью удовлетворяет этому критерию. Однако даже беглый анализ организации популяционных систем, проведенный выше, свидетельствует, что уже на данном этапе понимания степени структурированности популяций паразитов возникает необходимость более глубокого, дифференцированного подхода при исследовании внутривидовых группировок. Попыткой формализовать (в том числе терминологически) сложное соотношение группировок паразитов явилось выделение трех „популяционных” уровней: супра-, мета-, инфрапопуляции (Esch, Fernandez, 1993). Придание этой номенклатуре официального статуса (Margolis e. a., 1982) и широкое использование в печати делают необходимым кратко остановиться на соотношении ее с используемой нами терминологией. Тем более что терминологические проблемы зачастую отражают более глубокие различия в подходах и идеологии исследования.

Термин супрапопуляция введен для обозначения совокупности всех особей паразита в биоценозе на любых стадиях развития (Esch e. a., 1975). Если это соотносить с понятийным аппаратом учения о паразитарной системе, то такая совокупность особей паразита определяется как популяция (популяционная система). Заметим, что понятия супрапопуляция и популяционная система полностью совпадают в том случае, когда реализация жизненного цикла паразита ограничена

одним биоценозом. В то же время понятие популяционная система паразитов шире. Оно подразумевает и те группировки паразитов, которые за счет высокой подвижности животных-хозяев являются частью разных биоценозов, тем не менее функционально образуют единую паразитарную систему.

В противоположность супрапопуляции инфрапопуляцией обозначаются наиболее мелкие группировки – совокупности особей паразита внутри одной особи хозяина (Esch, Fernandez, 1993). Сам по себе термин „внутренняя” популяция, созданный для идентификации группировок эндопаразитов, с трудом применим даже для эктопаразитических животных. Тем более неудачным он выглядит при поиске функциональных аналогов группировок этого масштаба у свободноживущих стадий (поколений). Значительно более универсальным представляется термин локальная гемипопуляция, применимый к определенному масштабу группировок любых организмов и полностью исчерпывающий определение инфрапопуляции у паразитов.

Пожалуй, лишь выделение метапопуляций имеет значение для понимания структуры популяций паразитов, так как при этом подчеркивается последовательность функционирования данных группировок в популяционной системе (метапопуляционный ряд). Метапопуляция определяется как совокупность особей определенных стадий паразита в особях одного вида хозяев (Riggs *et al.*, 1987). Из приведенного определения метапопуляции следует, что авторы обозначают этим термином всю совокупность инфрапопуляционных группировок паразита, т. е. всех особей паразита на определенной стадии жизненного цикла. Заметим, что, с точки зрения популяционной системы паразита, это полностью соответствует ранее предложенному термину гемипопуляция.

В самом определении метапопуляций паразитов заложена существенная неточность. Речь идет о всех особях паразита на данной стадии цикла, но упоминается о хозяевах лишь одного вида. Таким образом, полностью игнорируется разнообразие группировок паразитов в параксенных хозяевах, хотя параксензия, скорее, правило, чем исключение, для паразитарных систем.

Вычленение параксенных группировок отмечает определенный уровень структурированности среды для популяции паразита (межвидовые различия хозяев как уровень гетерогенности среды обитания паразитов, см. выше более детальный анализ). Эти группировки образованы особями паразитов, находящихся на одинаковых стадиях жизненного цикла, но „обслуживаются” животными-хозяевами разных видов. Для популяционной системы паразита в целом их выделение означает подразделенность внутри фазовых группировок, т. е. гемипопуляций. Таким образом, здесь мы всегда имеем дело с частями гемипопуляции. Представляется уместным обозначать такие части точнее – парегемипопуляции, подчеркивая их место в популяционной системе.

В целом популяционная система паразитов включает группировки разного масштаба, имеющие различную функциональную значимость. Мельчайшие субпопуляционные единицы – локальные гемипопуляции, связанные с отдельными особями хозяев – по происхождению могут быть как результатом аккумуляции, так и эндогенной аггломерации (Догель, 1962; Галактионов, Добровольский, 1984). В большинстве случаев эти группировки не обладают свойством самовоспроизводства. Совокупность локальных гемипопуляций формирует парегемипопуляции. Особенности среды обитания каждой из них определяются спецификой особей каждого вида хозяина, участвующего в реализации данного отрезка жизненного цикла паразита. Кроме того, разные парегемипопуляции формируются при взаимодействии популяции паразитов с различными популяционными системами одного и того же вида хозяина. Система парегемипопуляций, как параллельные русла одного разветвленного „потока” паразитов, в совокупности представ-

ляет всю гемипопуляцию паразита. Речь идет о всех его особях на данной стадии жизненного цикла, независимо от того, какой хозяин служит для них средой обитания. В свою очередь совокупность гемипопуляций, каждая со своей системой парагемипопуляций, составляет всю популяционную систему паразита в целом. Количество гемипопуляций в системе определяется структурой жизненного цикла паразита и отражает фазовую структуру его популяции.

У паразитических животных наряду с иерархически структурированными гемипопуляциями паразитирующих стадий, как правило, имеются и гемипопуляции, представленные свободноживущими организмами. Структура этих элементов популяционной системы также может рассматриваться как результат пространственной неоднородности их распределения и гетерогенности среды обитания. Как и для гемипопуляций любых свободноживущих организмов, степень выраженности такой структуры зависит от степени „пятнистости” среды обитания и своеобразия условий в отдельных „пятнах” – местах обитания локальных гемипопуляций. В целом отметим, что структура гемипопуляций свободноживущих организмов в большинстве случаев не поддается такому четкому описанию, как у паразитов. Выделение группировок внутри гемипопуляций и сопоставление их друг с другом связано с идентификацией качественно различающихся микробиотопов, к которым приурочена та или иная часть гемипопуляции. В этом смысле именно дискретность среды обитания паразитических животных и организация ее в соответствии с масштабом межвидовой, межпопуляционной и внутривидовой изменчивости животных-хозяев позволяют в рамках паразитарной системы достаточно строго выделять пространственно и функционально обособленные части гемипопуляций.

Список литературы

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 279 с.
- Беклемишев В. Н. Биоценотические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 504 с.
- Беклемишев В. Н. Возбудители болезней как члены биоценозов // Зоол. журн. 1956. Т. 35, № 12. С. 1765–1779 [цит. по: Беклемишев В. Н., 1970].
- Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 1. С. 22–38.
- Беклемишев В. Н. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов // Зоол. журн. 1959. Т. 38, № 8. С. 1128–1137 [Цит. по: Беклемишев В. Н., 1970].
- Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65, вып. 2. С. 41–45 [Цит. по: Беклемишев В. Н., 1970].
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы „*pygmaeus*” (Trematoda: Microphallidae) // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты: Изд-во КФАН СССР, 1984. С. 8–41.
- Гранович А. И., Сергиевский С. О. Оценка репродуктивной структуры популяций моллюска *Littorina saxatilis* (Olivi) (Gastropoda: Prosobranchia) в Белом море // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 8. С. 32–41.
- Догель В. А. Общая паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962.
- Кеннеди К. Р. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 230 с.
- Креславский А. Г., Михеев А. В., Соломатин В. М., Гриценко В. В. Внутривидовая популяционная экологическая дифференциация у жука листоеда *Chrysochloa casaliae* // Зоол. журн. 1976. Т. 55, № 8. С. 1163–1171.
- Креславский А. Г., Михеев А. В., Соломатин В. М., Гриценко В. В. Обмен и эколого-генетическая дифференциация в симпатрической популяционной системе у *Lochmaea sarcophaea* (Coleoptera, Chrysomellidae) // Зоол. журн. 1987. Т. 66, № 7. С. 1045–1054.
- Павловский Е. Н. Организм как среда обитания // Природа. 1934. № 1. С. 80–91.
- Ромашов В. А. О популяции и внутривидовых единицах гельминтов // Тез. докл. симпозиума „Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов”. 3–5 апреля 1990 г., г. Пущино. М., 1990. С. 114–116.

- Сергиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А. Возрастная структура популяций брюхоногих моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* в Белом море // Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Тр. ЗИН АН СССР. 1991. Т. 233. С. 79–126.
- Сопрунов Ф. Ф. Молекулярные основы паразитизма. М.: Наука, 1987. 224 с.
- Шигин А. А. Ороли свободноживущих стадий развития трематод в биоценозах // Паразитология. 1978. Т. 12, вып. 3. С. 193–199.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 230 с.
- Esch G. W., Gibbons J. W., Bourgue J. E. An analysis of the relationship between stress and parasitism // American Midland Naturalist. 1975. Vol. 93. P. 339–353.
- Esch G. W., Fernandez J. C. A Functional Biology of Parasitism. Chapman & Hall, 1993. 337 p.
- Macko J. K. Population and classification of intrapopulation units of helminths // Folia parasitologica. 1979. Vol. 26, N 1. P. 201–219.
- Margolis L., Esch G. W., Holmes J. S., Kuris A. M., Schad G. A. The use of ecological terms in parasitology (report of an AD HOC committee of the American Society of Parasitologists // J. Parasitol. 1982. Vol. 68, N 1. P. 131–133.
- Munger J. C., Karosov W. H., Chang D. Host genetics as a cause of overdispersion of parasites among hosts: how general a phenomenon? // J. Parasitol. 1986. Vol. 75, N 5. P. 707–710.
- Riggs M. R., Lemly A. D., Esch G. W. The growth, biomass and fecundity of *Bothriocephalus acheilognathi* in a North Carolina cooling reservoir // J. Parasitol. 1987. Vol. 73. P. 893–900.
- Wakelin D. Genetic control of susceptibility and resistance to parasitic infection // Advances in Parasitology. 1978. Vol. 16. P. 219–308.
- Wassom D. L., Dick T. A., Arnason N., Strickland D., Grundmann A. W. Host genetics: A key factor in regulating the distribution of parasites in natural host populations // J. Parasitol. 1986. Vol. 72. P. 334–337.

Санкт-Петербургский государственный университет, 199034

Поступила 20.02.1996

PARASITARE SYSTEMS AND THE POPULATION STRUCTURE OF PARASITES

A. I. Granovitch

Key words: host-parasite system, populations, life cycle.

SUMMARY

The analysis of population systems is carried out on the basis of the classification of spatial and functional structure of populations developed by V. N. Beklemishev. Two aspects of the structure of population systems are established. Firstly, population systems are composed of the smaller groups characterised by different self-maintenance ability. Secondly, different functional parts are included into these systems in accordance with different stages (phases) of a life cycle. Peculiarities of the population systems are discussed from these points of view.

The population system is a functional part of a particular community. Steady interrelationships between population systems in the community („community links”) are the basis on which the complexes of population systems in different species are formed. A prominent example of this is the parasitare systems, that is the population system of a parasite and all connected populations of its hosts. The structure of a parasitare system is examined. In general, it is characterised by a) peculiarities of the life cycle of the parasite, since its population systems are the organising component of the parasitare system; b) subdivision of the environment for parasites. The first trait is discussed from the standpoint of phase structure of populations which is could be clearly seen in parasites, and the second one – from the viewpoint of the availability of distinct microhabitats connected with different parts of the population system of parasites. It is the subdivision of the parasites' environment and its organisation according to the scale (interspecies, interpopulation or intrapopulation) variability of the hosts, that make it possible to recognise spatial and functional parts in the framework of the parasitare system.

The critical review of the terminology used in the population parasitology is presented.